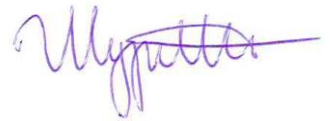


На правах рукописи



Шурупова Маргарита Николаевна

**ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ РЕДКИХ ВИДОВ
РОДА *SAUSSUREA* DC. НА КУЗНЕЦКОМ АЛАТАУ**

03.02.01 – Ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск – 2015

Работа выполнена в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», на кафедре ботаники, в лаборатории флоры и систематики растений ТГУ и в лаборатории флоры и растительных ресурсов Научно-исследовательского института биологии и биофизики ТГУ.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Гуреева Ирина Ивановна

Официальные оппоненты:

Черёмушкина Вера Алексеевна, доктор биологических наук, профессор, федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, лаборатория интродукции лекарственных и пряно-ароматических растений, ведущая лабораторией

Николаева Светлана Александровна, кандидат биологических наук, федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук, лаборатория динамики и устойчивости экосистем, старший научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Сибирский федеральный университет», г. Красноярск

Защита состоится 17 декабря 2015 года в 16-00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09, созданного на базе федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36 (главный корпус, ауд. 224).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» www.tsu.ru.

Автореферат разослан «___» октября 2015 года.

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ:
<http://www.ams.tsu.ru/TSU/QualificationDep/co-searchers.nsf/newpublicationn/ShurupovaMN17122015.html>

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Середина
Валентина Петровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Сохранение биоразнообразия является необходимым условием устойчивости биосферы. Во всем мире востребовано выявление и изучение видов и популяций, находящихся под угрозой исчезновения (Parry et al., 2007). Угроза исчезновения в первую очередь касается редких видов (Происхождение..., 2001). В зависимости от распространения, размера экологической ниши и обилия вида в популяциях редкость может принимать разные формы (Rabinowitz, 1981). Для оценки уязвимости редких видов необходимо установить, какие их автономные свойства ограничивают конкурентоспособность, объем фундаментальной экологической ниши и обилие в фитоценозах. Климатические условия, особенности ландшафта, биотические и антропогенные факторы тоже обуславливают редкость (Murray et al., 1999; Злобин и др., 2013).

Данная работа посвящена изучению биологических и экологических особенностей 4 редких видов *Saussurea* DC. (Горькуша, Соссюрея) на Кузнецком Алатау: *S. baicalensis* (Adams) B.L. Rob., *S. frolowii* Ledeb., *S. salicifolia* (L.) DC. и *S. schanginiana* (Wydł.) Fisch. ex Serg., характеризующихся разными формами редкости. *S. baicalensis*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* встречаются на Кузнецком Алатау в немногочисленных местообитаниях (Сергиевская, 1949а; Серых, 1980; Шурупова, Гуреева, 2012; Эбель, 2012), а сведения о распространении и обилии *S. frolowii* противоречивы, что послужило поводом для исключения этого вида из списка нуждающихся в охране видов растений Кемеровской области (Красная..., 2000, 2012). В настоящий момент антропогенная нагрузка на местообитания редких видов *Saussurea* приводит к их полному уничтожению либо вызывает сукцессии фитоценозов, однако ни один из видов *Saussurea* Кузнецкого Алатау не занесен ни в «Красную книгу Российской Федерации» (Красная..., 2008), ни в «Красные книги» Республики Хакасия и Кемеровской области (Красная..., 2002, 2012). Поэтому работа, направленная на комплексное исследование экологии, организации популяций и репродуктивных особенностей потенциально уязвимых видов *Saussurea* является актуальной.

Цель и задачи исследования. Целью работы является выявление и анализ эколого-фитоценологических и биоморфологических особенностей 4 редких видов *Saussurea* и организации их популяций в связи с необходимостью оценки их уязвимости на Кузнецком Алатау.

Исходя из этого, были поставлены следующие задачи:

1. Составить аннотированный список рода *Saussurea* на Кузнецком Алатау с указанием всех местонахождений для редких видов.
2. Выявить флористический состав ценокомплексов, провести пояснo-зональный и хорологический анализы сопряженных видов, оценить степень фитоценологической активности и склонность к социальному взаимодействию *S. baicalensis*, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana*.
3. Определить величину экологических ареалов, выявить особенности локализации в них популяций 4 видов *Saussurea*, произрастающих на Кузнецком Алатау, и установить типы редкости видов.
4. Описать жизненные формы и онтогенез 4 редких видов *Saussurea*.

5. Исследовать особенности организации популяций *S. baicalensis*, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana*, в том числе плотность, пространственную и онтогенетическую структуру, виталитет и процессы размножения.

6. Оценить всхожесть семян *S. baicalensis*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* и изучить динамику их прорастания.

7. Определить типы эколого-фитоценотической стратегии и тактики поддержания численности и оценить уязвимость 4 редких на Кузнецком Алатау видов *Saussurea*.

Положения, выносимые на защиту:

1. *Saussurea baicalensis*, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау характеризуются разными типами редкости.

2. *S. baicalensis*, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау являются уязвимыми видами в силу пониженной конкурентоспособности на границах узкой экологической ниши, чувствительности их популяций к стрессовым воздействиям абиотических, биотических и антропогенных факторов.

Научная новизна. Впервые определена величина экологических ареалов выявлен флористический состав ценокомплексов, установлены типы редкости *Saussurea baicalensis*, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana*, изучены организация их популяций и особенности семенного самоподдержания. Впервые применен метод многомерного шкалирования для сравнения онтогенетической структуры ценопопуляций, построена матрица вероятностей переходов особей из одного онтогенетического состояния в другое и изучена динамика численности ценопопуляции *S. baicalensis*. Установлены типы эколого-фитоценотической стратегии и тактики поддержания численности для *S. baicalensis*, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* и определена их чувствительность к воздействию абиотических, биотических и антропогенных факторов. Построены карты местонахождений *S. baicalensis*, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау.

Теоретическая и практическая значимость. Исследование причин ограниченного распространения и уязвимости редких видов *Saussurea* на Кузнецком Алатау вносит вклад в решение проблемы сохранения биоразнообразия этого горного района. Результаты комплексной оценки состояния популяций (локализации в пределах экологического ареала, плотности, пространственной и онтогенетической структуры, виталитета, репродуктивного выхода) могут служить основой для разработки мер охраны этих видов. Построение матрицы вероятностей переходов особей из одного онтогенетического состояния в другое является начальным этапом адаптации для отечественной ботаники метода охраны биологических объектов, широко используемого за рубежом. Применение метода многомерного шкалирования для сравнения ценопопуляций по их демографическим показателям позволяет выявить особенности отдельных ценопопуляций и черты, характерные для вида в целом.

Апробация работы и публикации. Диссертационная работа выполнена в рамках Государственного задания Министерства образования и науки Россий-

ской Федерации (ГК № 37.901.2014/К). Основные результаты исследования представлены, доложены и обсуждены на научных конференциях международного и российского уровней: Региональной научно-практической конференции «Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве, растениеводстве и экономике» (Томск, 2003 г.), XI съезде Русского ботанического общества (Барнаул, 2003 г.), Международной конференции «Генетические ресурсы лекарственных и ароматических растений» (Москва, 2004), Международной научно-практической конференции «Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов» (Иркутск, 2005 г.), IV Международной конференции «Биогеоценология и ландшафтная экология» (Томск, 2012 г.), I Международной научной конференции «Лекарственные растения: фундаментальные и прикладные проблемы» (Новосибирск, 2013 г.), Межрегиональной научно-практической конференции «Биоразнообразие Алтае-Саянского экорегиона: изучение и сохранение в системе ООПТ» (Кызыл, 2013 г.), Международной научно-практической конференции «Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы» (Томск, 2013 г.), XXI Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых имени М.В. Ломоносова (Москва, 2014 г.), Всероссийской научной конференции с международным участием «Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях» (Киров, 2014 г.), III(V) Всероссийской молодежной конференции с участием иностранных ученых (Новосибирск, 2014 г.), IX Международной конференции по экологической морфологии растений к 100 летию со дня рождения И.Г. Серебрякова (Москва, 2014 г.), XII Международной конференции студентов и молодых ученых «Перспективы фундаментальных наук» (Томск, 2015 г.), XIV международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2015 г.), V Международной научной конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (Томск, 2015 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 18 работ (17 статей и 1 тезис), из которых 3 в ведущих научных журналах, рекомендованных ВАК, 1 – в иностранном журнале, 14 – в сборниках материалов конференций.

Личный вклад автора. Формулировка цели и задач исследования, сбор данных и наблюдения в природных популяциях, постановка лабораторного эксперимента, обработка полученных данных, обобщение результатов и формулировка выводов осуществлялись автором лично или при его решающем участии. В большинстве публикаций личный вклад автора является основным.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка использованной литературы, включающего 416 источников, в том числе 126 иностранных, и 8 приложений. Работа изложена на 219 страницах текста, включает 36 рисунков и 45 таблиц. В приложениях приведены фотографии объектов исследования, карты их местонахождений в пределах Кузнецкого Алатау, таблицы распределения сопряженных видов по поясно-зональным и хорологическим группам и др.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю д-ру биол. наук проф. И.И. Гуреевой, маме, д-ру биол. наук с.н.с.

Н.А. Некратовой, мужу, канд. мед. наук В.С. Шурупову, зав. лаб. структурного и молекулярного анализа растений А.А. Кузнецову, канд. биол. наук А.А. Звереву, д-ру биол. наук А.Л. Эбелю, канд. биол. наук А.С. Прокопьеву, Т.Н. Катаевой, д-ру биол. наук В.М. Ефимову, канд. биол. наук А.В. Куровскому, канд. биол. наук Л.Г. Колесниченко, канд. биол. наук М.В. Щербакову, авторам геоботанических описаний, внесенных в базу данных IBIS, и др.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Род *Saussurea* в Сибири (литературный обзор)

Род *Saussurea* DC. семейства Asteraceae насчитывает около 350 видов, населяющих Евразию и Северную Америку (Mabberley, 1997). Последняя его ревизия в мировом объеме была проведена С.Ю. Липшицем (1979). Род *Saussurea* имеет сложный видовой и внутривидовой состав. История его изучения в Сибири связана с работами А.Р. De Candolle, К. F. Ledebour, Н.С. Турчанинова, П.Н. Крылова, Л.П. Сергиевской, М.Г. Попова, С.Ю. Липшица и др. На территории Сибири встречаются 53 вида *Saussurea* включая подвиды (Кожевников, 1985; Волотовский, Кузнецова, 1993; Серых, 1997; Конспект..., 2005, 2012; Степанов, 2006; Смирнов, 2007). Из них 28 видам присвоен статус охраняемых (Красная..., 1999, 2000, 2002, 2006, 2007, 2008, 2012, 2013): *S. dorogostaiskii* Palib. и *S. jadrinzevii* Krylov охраняются в России на федеральном уровне (Красная..., 2008; Ключевые..., 2009), остальные 26 видов входят в региональные списки редких и охраняемых растений. Целенаправленные исследования экологических особенностей сибирских представителей *Saussurea* не проводились. Однако в ряде крупных работ по флоре и растительности отдельных районов Сибири рассматриваются некоторые эколого-географические и фитоценологические особенности видов этого рода (Куминова, 1960; Малышев, 1965; Красноборов, 1976; Ревушкин, 1988). Виды *Saussurea* широко применяются в традиционных оздоровительных системах и перспективны для использования в официальной медицине (Гаммерман, Семичов, 1963; Блинова, Куваев, 1965; Желнов и др., 1969; Dudko, Rybalko, 1982; Дзэйцхар..., 1985; Хайдав и др., 1985; Krishna et al., 2001; Kusano et al., 2007; Iwashina et al., 2010; Wang et al., 2010). Препараты на основе *S. salicifolia* имеют клинически доказанный противовоспалительный и глистогонный эффект (Короленко, 1959; Федотова, 1959; Григорьева, 1961; Саратиков, Федотова, 1962). При этом экологические и биологические особенности видов *Saussurea* изучены недостаточно.

ГЛАВА 2. Краткий физико-географический очерк района исследования

Кузнецкий Алатау представляет собой низко-средневысокое нагорье в системе Саяно-Алтайской горной области на юге Западной Сибири и является частью Салаиро-Кузнецкой области (Олюнин, 1975; Алпатъев и др., 1976; Географический..., 1986; Рельеф..., 1988). Он характеризуется богатой флорой и разнообразием слагающих растительность ценозов (Растительный..., 1976; Се-

дельников, 1979; Эбель, Некратова, 1996; Некратов и др., 2002; Эбель, 2012). При этом Кузнецкий Алатау несет черты высотной поясности, свойственной значительной части Алтае-Саянской горной области (Камелин, 1998). Это позволяет рассматривать его как модельный район для изучения экологических закономерностей и фитоценологических связей изучаемых видов. На Кузнецком Алатау произрастает 11 видов *Saussurea*, 8 из которых характеризуются разной формой редкости. При этом увеличение антропогенной нагрузки напрямую угрожает их местообитаниям.

ГЛАВА 3. Подходы к изучению редких видов. Материалы и методы исследования

Общепринятого определения понятия «редкий вид» в ботанической литературе нет (Злобин и др., 2013). Широко цитируется определение К.Д. Gaston (1994, с. 11): «под редкими понимаются виды с малой численностью и/или малым ареалом». Чтобы сузить и конкретизировать понятие «редкий вид», D. Rabinowitz (1981) разработала модель редкости, основываясь на 3 критериях: географическое распространение (широкое или узкое), специфичность местообитания (незначительная или значительная) и обилие в сообществе (высокое или низкое). J. Rey Venaуas с соавторами (1999) предложили четвертый критерий для того, чтобы разделить редкие и обычные виды растений, – занятость подходящих местообитаний. Изучение редких видов растений проводится в 3 направлениях: фитоинвентаризационные работы, исследование локальных популяций и мониторинг их состояния (Заугольнова и др., 1993; Заугольнова, 1994; Смирнова и др., 2002; Elzinga et al., 2001, 2015; Щербакова, 2012; Злобин и др., 2013). Работа выполнена на основе материалов, собранных автором в течение 7 лет в ходе маршрутных, полустационарных и стационарных исследований, и обработки гербарных коллекций. Маршрутные исследования проводились в течение полевых сезонов 2001–2003, 2012–2015 гг. на территории Кузнецкого Алатау.

Для построения экологических ареалов был проведен фитоиндикационный анализ 1621 геоботанического описания (ГБО) при помощи интегрированной ботанической информационной системы IBIS (Зверев, 2007, 2012). ГБО были выполнены рядом исследователей, в том числе автором, в разные годы и охватывают различные районы Сибири. Анализ основан на методе экологических шкал (Раменский и др., 1956; Цыганов, 1983) и проведен по факторам увлажнения (У) и богатства–засоления почв (БЗ). Ценокомплексы объектов исследования и сопряженные (присутствующие в 20 % и более ГБО) виды выявляли с помощью системы IBIS на основе этой же выборки ГБО. Разделение сопряженных видов на поясно-зональные и хорологические группы проводилось по классификации Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой (1984). Фитоценологическая активность объектов исследования определена на основе анализа общего проективного покрытия (ОПП) растительных сообществ с их участием и их обилие в фитоценозах. При исследовании экологической приуроченности опирались на концепцию экологического ареала (Селедец, Пробатова, 2007; Селедец, 2010). Определение типа редкости видов *Saussurea* осуществлялось на основе крите-

риев D. Rabinowitz (1981) с дополнениями J. Rey Benayas с соавторами (1999). Определение биоморфы проводили согласно эколого-биоморфологической концепции И.Г. Серебрякова (1962).

При исследовании организации ценопопуляций и определении эколого-фитоценотической стратегии видов опирались на принципы и методы, изложенные в трудах Т.А. Работнова (1950а, б), А.А. Уранова (1975), Ю.А. Злобина (1980, 1989а, б), Ю. Одума (1986), Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (1998), С.С. Крамаренко (2001), V. Dyke (2008), С.Л. Elzinga et al. (2001, 2015), А.Р. Ишбирдина и М.М. Ишмуратовой (2004), Ю.А. Злобина и др. (2013) и ряда коллективных монографий и методических разработок (Ценопопуляции ..., 1976, 1988; Изучение ..., 1986; Программа ..., 1986; Подходы ..., 1987). Всего изучено 22 ценопопуляции. Для сравнения демографических параметров ценопопуляций был использован метод многомерного шкалирования (Ефимов, Ковалева, 2008). При изучении репродуктивных особенностей редких видов *Saussurea* руководствовались общепринятыми методами (Работнов, 1960; Левина, 1982; Вайнагий, 1974; Николаева и др., 1985; Злобин, 1989б, 2000 и др.). Семенная продуктивность изучена в 16 ценопопуляциях, для ее определения использовалось от 10 до 90 корзинок. Всхожесть свежесобранных и стратифицированных семян на свету и в темноте изучена на примере 12 ценопопуляций, выборки составили 75 и более. Статистическая обработка данных и построение графиков проводились с помощью программных пакетов PAST, MS Excel 2010 и STATISTICA 8.

ГЛАВА 4. Географический, фитоценологический и экологический анализ редких видов *Saussurea* на Кузнецком Алатау

4.1. Аннотированный список видов *Saussurea* во флоре Кузнецкого Алатау. Список составлен по итогам собственных маршрутных исследований автора и в результате критического пересмотра литературных данных, а также работы с интегрированной ботанической информационной системой IBIS. Для каждого вида приведена номенклатурная цитата, экологическая приуроченность, встречаемость, общее распространение, известные местонахождения в районе исследования, в необходимых случаях – примечание. Для видов – объектов исследования составлены карты местонахождений на Кузнецком Алатау. Список включает 10 видов и 1 подвид.

4.2. Состав ценокомплексов и фитоценотическая активность объектов исследования. Флористический состав ценокомплекса *S. baicalensis* представлен 139 видами. Среди сопряженных (39 видов) 38 % – собственно высокогорные, 23 % – горные общепоясные, 15 % – светлохвойно-лесные виды. Хорологический анализ выявил высокую совместную встречаемость *S. baicalensis* с циркумполярными (23 %) южносибирскими и монгольскими (28 %) видами. *S. baicalensis* произрастает в фитоценозах с ОПП 40–90 %, с обилием меньше 0,5–2 %, что свидетельствует о социальности и слабой фитоценотической активности этого вида. Флористический состав ценокомплекса *S. frolovii* насчитывает 496 видов. Среди сопряженных (41 вид) 34 % – собственно высокогорные, 27 % – светлохвойно-лесные, 20 % – темно-

хвойно-лесные виды. 37 % сопряженных с *S. frolowii* видов – южносибирские и монгольские. *S. frolowii* предпочитает плотно сомкнутые фитоценозы с ОПП 90–100 %, в 26 % из которых играет заметную роль или является эдификатором, т.е. является социальным видом и проявляет высокую фитоценотическую активность. Флористический состав ценокомплекс *S. salicifolia* насчитывает более 1000 видов. Среди сопряженных (57 видов) 51 % – горностепные, 30 % – собственно степные, 17 % – лесостепные виды. Сопряженным с *S. salicifolia* видам свойственно большое разнообразие ареалов, но большинство видов (21 %) – южносибирские и монгольские. *S. salicifolia* отмечена преимущественно в фитоценозах с ОПП 30–70 %, где в 72 % случаев произрастает с обилием менее 2 %, что свидетельствует о социальной, но слабой фитоценотической активности этого вида. Флористический состав ценокомплекса *S. schanginiana* включает 597 видов. Среди сопряженных (29 видов) 31 % – тундрово-высокогорные, 28 % – собственно высокогорные, 10 % – горностепные, 7 % – лесостепные виды; по распространению преобладают североазиатские (24 %) и южносибирские и монгольские (21 %) виды. В 89 % случаев *S. schanginiana* произрастает в фитоценозах с ОПП 30–100 %, в 11 % случаев – 5–30 %, при этом обилие этого вида в фитоценозах в 98 % случаев не более 2 %, т.е. *S. schanginiana* проявляет факультативную асоциальность и слабую фитоценотическую активность.

4.3. Экологические ареалы. Экоареал понимается как распределение ценопопуляций в пространстве экологических факторов, иллюстрирующее единство вида как основной таксономической единицы (Селедец, 2010). Ценопопуляции *S. baicalensis* рассеиваются в очень ограниченном пространстве экологических факторов (У 52–66, БЗ 9–13) (рис. 1). Вид чаще встречается в местообитаниях с режимом увлажнения свежих и влажных лугов на небогатых почвах и имеет очень узкий (очень мелкий по В.П. Селедцу и Н.С. Пробатовой (2007) экоареал. Экологический ареал *S. frolowii* также является очень узким (У 62–67, БЗ 8–13), т.е. распространение этого вида ограничено его особыми требованиями к режиму увлажнения и качеству почвы. *S. salicifolia* является более толерантным

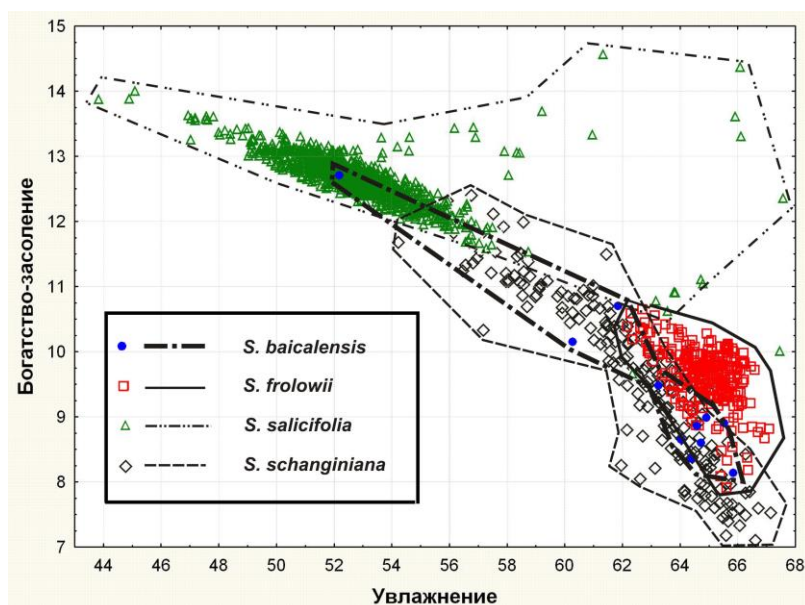


Рис. 1 – Экологические ареалы 4 видов *Saussurea*, редких на Кузнецком Алатау

видом по отношению к изучаемым факторам, предпочитает влажностепное увлажнение и довольно богатые почвы и имеет узкий экоареал (У 40–68, БЗ 10–17). *S. schanginiana* является стенотопным видом и характеризуется очень узким экоареалом (У 63–67, БЗ 10–13), предпочитая луговое увлажнение и мезотрофные почвы.

4.4. Тип редкости. *S. baicalensis* характеризуется широким географиче-

ским распространением, низким обилием в фитоценозах, очень узким экоареалом и слабой занятостью на Кузнецком Алатау подходящих местообитаний, о чем свидетельствует малое число местонахождений. Согласно классификации D. Rabinowitz (1981) с дополнениями (Rey Benayas et al., 1999), *S. baicalensis* на Кузнецком Алатау является локально находящимся под угрозой исчезновения (locally endangered) видом. Географическое распространение *S. frolowii* относительно района исследования нельзя назвать узким. Но вид характеризуется высокой специфичностью местообитаний (очень узкий экоареал), высоким обилием в сообществах и значительной занятостью подходящих местообитаний, о чем свидетельствует большое число гербарных сборов и ГБО с Кузнецкого Алатау. Поэтому на Кузнецком Алатау *S. frolowii* является индикатором (indicator). Для *S. salicifolia* свойственны обширный ареал, узкая экологическая ниша и малое обилие в сообществах. Редкость этого вида на Кузнецком Алатау носит периферийный характер, в пределах этой горной системы немного местообитаний, подходящих для него по экологическим условиям, поэтому *S. salicifolia* характеризуется высокой занятостью подходящих местообитаний и также является индикатором. *S. schanginiana* характеризуется обширным географическим распространением, но очень узким экоареалом. При этом обилие в сообществах этого вида низкое, как и число местонахождений на Кузнецком Алатау (низкая занятость подходящих местообитаний). Поэтому в пределах этой горной системы этот вид является локально находящимся под угрозой исчезновения.

ГЛАВА 5. Популяционная биология редких видов *Saussurea*

5.1. Плотность и пространственная структура ценопопуляций. *S. frolowii* на Кузнецком Алатау нередко выступает в роли доминанта фитоценозов (до 5 ос./м²). *S. salicifolia* формирует как сравнительно плотные (3 ос./м²), так и разреженные ценопопуляции. Ценопопуляции *S. baicalensis* и *S. schanginiana* характеризуются низкой абсолютной плотностью (в среднем менее 1 ос./м²). Размещение особей в ценопопуляциях *S. baicalensis* носит контагиозный характер; *S. frolowii* и *S. salicifolia* – случайный (в отдельных случаях наблюдаются и другие типы), *S. schanginiana* – в равной мере случайный и контагиозный. Вероятно, в случаях группового размещения на процессы рассеивания семян наибольшее влияние оказывают внешние детерминирующие факторы, в частности, особенности микрорельефа. При случайном размещении на освоение территории особями вида наибольшее воздействие оказывает стохастические факторы окружающей среды. Высокая степень агрегированности (индекс Одума больше 3) отмечена только у *S. baicalensis*.

5.2. Онтогенетическая структура. Исследуемые виды являются летнезелеными полурозеточными стержнекорневыми каудексными травянистыми многолетниками, при этом *S. baicalensis* представляет собой моноцентрический монокарпик, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* являются неявнополицентрическими поликарпиками. Надземная часть генеративной особи *S. baicalensis* представлена полициклическим монокарпическим вегетативно-генеративным побегом, который развивается из верхушечной почки и в начале онтогенеза проходит фазу розетки. Подземная часть включает длинный стержневой корень с системой боковых корней и ка-

удекс. Каудекс короткий, погруженный, образованный основанием монокарпического побега при втягивании его в почву за счет деятельности главного корня. После прорастания особи *S. baicalensis* проходят 2 этапа морфогенеза: 1) одноосный розеточный моноподиально нарастающий побег; 2) одноосное растение с одним полурозеточным вегетативно-генеративным побегом. После плодоношения генеративные особи *S. baicalensis* отмирают (рис. 2). Вегетативное размножение у вида отсутствует, самоподдержание популяций происходит только семенным путем. Относительно большая для монокарпика продолжительность жизни (до 9 лет) увеличивает риски, связанные с размножением.

S. frolowii, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* – длинностержнекорневые летнезеленые травянистые поликарпики с многоглавым каудексом, розеточными полициклическими вегетативными и полурозеточными полициклическими монокарпическими генеративными побегами. Надземные побеги у взрослых особей этих видов – двух типов: побеги полициклические с моноподиальным нарастанием за счет верхушечной почки. Полурозеточные побеги образуются из верхушечной почки розеточного побега. Подземная побеговая система у взрослых особей представлена многоглавым каудексом, который образуется в ходе онтогенеза эпигеогенно при втягивании в почву осей розеточных побегов. Каудексы ветвистые, погруженные, несущие остатки черешков отмерших листьев, в пазухах которых располагаются покоящиеся почки. Ось каудекса начинает формироваться у молодого растения за счет деятельности верхушечной почки главного побега, ветви развиваются из спящих почек главного и в последующем – боковых побегов. У *S. frolowii* каудекс толстый, сочный, с некротизированной сердцевинкой, у *S. salicifolia* и *S. schanginiana* – тонкий, суховатый. Корневая система трех видов в начале жизни представлена стержневым корнем, к концу жизни – системой придаточных корней. В течение жизни особи *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* проходят следующие этапы морфогенеза: 1) особи, развившейся из семени и представленной одноосным розеточным моноподиально нарастающим побегом; 2) многоосного растения с розеточными вегетативными побегами; 3) многоосного растения с розеточными вегетативными и полурозеточными вегетативно-генеративными побегами, 4) вторично мало- или одноосных партикул с розеточными побегами. Ценопопуляции поддерживаются только семенным путем.

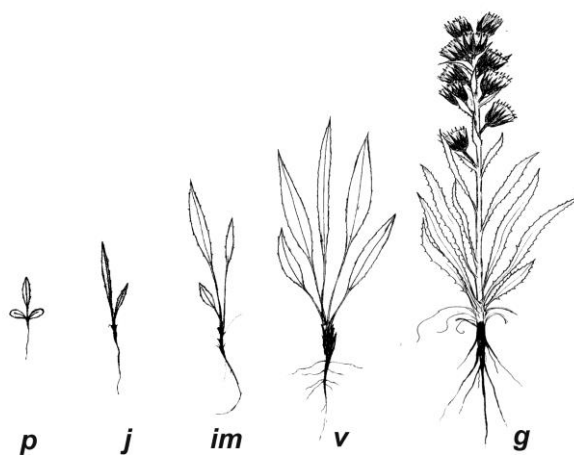


Рис. 2 – Онтогенетические состояния *Saussurea baicalensis*

Онтогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, g – генеративное.

В онтогенезе *S. baicalensis* выделено 3 периода (латентный, прегенеративный и генеративный) и 5 онтогенетических состояний (проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное, генеративное). В жизненном цикле *S. baicalensis* отсутствует по-

стгенеративный период, а генеративный период представлен одним онтогенетическим состоянием.

В онтогенезе *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* выделено 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный) и 9 онтогенетических состояний (рис. 3). Признаками, маркирующими возрастные состояния, являются: наличие семядольных листьев; наличие, степень развития и число розеточных вегетативных и полурозеточных вегетативно-генеративных побегов; число, размеры и форма листьев, степень развития и разветвленности каудекса, размеры и состояние стержневого корня, наличие, число и размер придаточных корней на каудексе, степень некроза главного корня и каудекса, рыхлое или плотное расположение побегов особи.

Обе ценопопуляции *S. baicalensis* – полночленные дефинитивные с одновершинными онтогенетическими спектрами. ЦП1 характеризуется абсолютным максимумом на имматурных особях (50 %), ЦП2 – на виргинильных (40 %). Доля генеративных особей в обеих ценопопуляциях сравнительно невелика (13–21 %), что характерно для ценопопуляций и других монокарпических видов *Saussurea* (Некратова и др., 2013).

Длительное существование особи в состоянии «отложенного на потом» цветения увеличивает риск того, что она погибнет до того, как достигнет репродуктивного возраста (Roff, 1992). Чтобы оценить этот риск, по результатам наблюдений на стационарных площадках в 2012–2015 гг. для ЦП2 *S. baicalensis* была построена матрица вероятностей переходов особей из одного онтогенетического состояния в другое (Dyke, 2008) (табл. 1). Полученная матрица вероятностей переходов из-за небольшого объема выборки (10 м²) может являться лишь те-

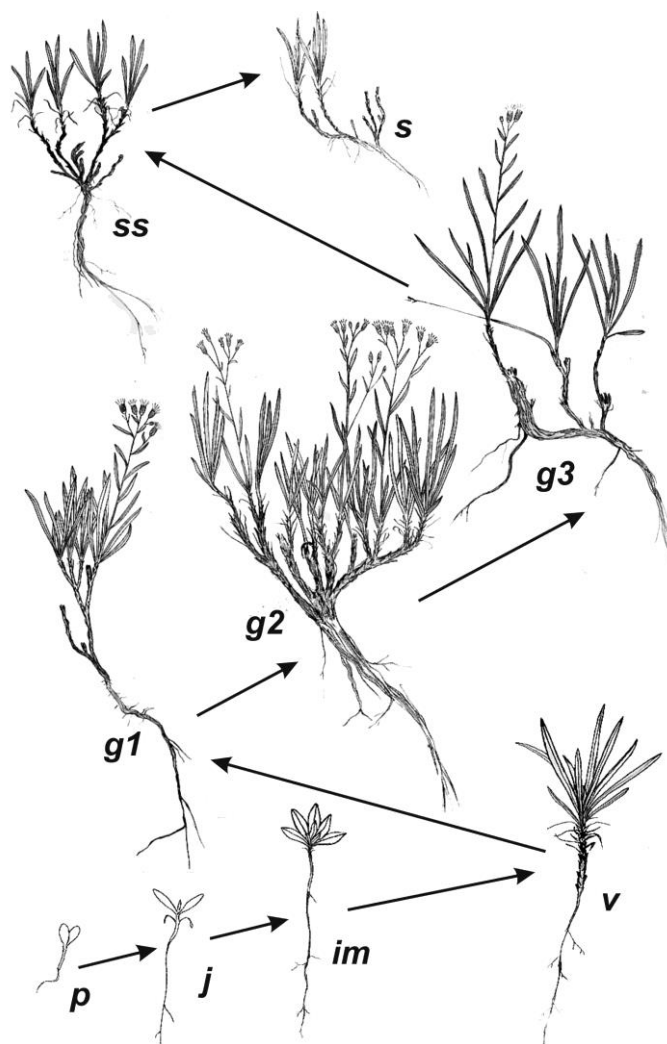


Рис. 3 – Онтогенетические состояния *Saussurea salicifolia*

Онтогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное.

стовой, однако она позволяет сделать некоторые важные выводы об особенностях онтогенетической структуры ценопопуляций *S. baicalensis*. Вероятность гибели ювенильных особей составляет 0,6 (при вероятности перехода в имматурное состояние, равной 0,267, и вероятности остаться в ювенильном состоянии, равной 0,133), т.е. больше половины особей не доживают до имматурного состояния. Вероятность гибели имматурных и виргинильных особей существенно меньше – 0,09 и 0,07, соответственно. Незначительная доля ювенильных особей в онтогенетических спектрах *S. baicalensis* объясняется их высокой смертностью. На следующий год большая часть выживших ювенильных особей переходит в имматурное состояние.

Таблица 1

Матрица вероятностей переходов особей *Saussurea baicalensis* из одного онтогенетического состояния в другое

Онтогенетическое состояние в следующем году	Онтогенетическое состояние в настоящий момент				
	se	j	im	v	g
se	–	–	–	–	505,916
j	0,006	0,133	–	–	–
im	–	0,267	0,625	–	–
v	–	–	0,281	0,786	–
g	–	–	–	0,143	–

Примечание – se – семена, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g – генеративное. Матрица построена с учетом допущения, что у *S. baicalensis* отсутствует почвенный банк покоящихся семян.

Большинство ценопопуляций *S. frolovii* – дефинитивные полночленные (ЦП1–ЦП3, ЦП5). Абсолютный максимум спектра в ценопопуляциях с наибольшей плотностью (ЦП1–ЦП5) – на виргинильных особях, в наименее плотных (ЦП6, ЦП7) – на средневозрастных генеративных. В местообитаниях, где регулярно происходит рассеивание семян и закрепление проростков, в ценопопуляциях этого вида возрастает фракция виргинильных растений. Для модального спектра *S. frolovii* характерно преобладание особей этого состояния. В местообитаниях, где инспермация нерегулярна, доминирующей фракцией становятся средневозрастные генеративные особи, поскольку это онтогенетическое состояние наиболее продолжительно. В ЦП4, подверженной воздействию выпаса, полностью отсутствуют ювенильные и средневозрастные генеративные особи, т.е. онтогенетическая структура ценопопуляций *S. frolovii* чутко реагирует на этот фактор.

Все изученные ценопопуляции *S. salicifolia* – дефинитивные, неполночленные. Почти во всех ценопопуляциях отсутствуют ювенильные особи, за исключением ЦП3 в 2012 г. Онтогенетические спектры изученных ценопопуляций одновершинные (ЦП1, ЦП3 в 2014 г., ЦП5, ЦП6), бимодальные (ЦП2, ЦП3 в 2013 г., ЦП4) и один полимодальный (ЦП3 в 2012 г.). В ценопопуляциях с одновершинным спектром абсолютный максимум приходится на средневозраст-

ные генеративные особи (ЦП1, ЦП6), на средневозрастные и старые генеративные особи в равной мере (ЦП5) или на молодые генеративные особи (ЦП3 в 2014 г.). В ЦП2 было зарегистрировано сильное вытаптывание, которое привело к уменьшению показателей жизнестойкости, уничтожению особей и увеличению доли субсенильных особей в 2014 г.

Ценопопуляции *S. schanginiana* – дефинитивные, неполночленные. Большинство из них (ЦП2, ЦП3, ЦП4 в 2014 г., ЦП5, ЦП6) характеризуется одновершинным онтогенетическим спектром с максимумом участия молодых генеративных (ЦП2) или средневозрастных генеративных (ЦП3, ЦП4 в 2014 г., ЦП5, ЦП6) особей. В 2013 г. в ЦП4, подверженной сильному вытаптыванию, накопились виргинильные особи, образовавшиеся из семян, проросших на освобожденной в результате вытаптывания почве и субсенильные – травмированные особи, проходящие онтогенез по сокращенному пути. В 2014 г. живые особи остались только на нетронутых участках, все растения в зоне вытаптывания погибли.

Для интегральной характеристики демографической структуры популяций *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* были рассчитаны онтогенетические индексы (Уранов, 1975; Животовский, 2001; Коваленко, 2005), а также эффективная плотность D_e (табл. 2). Ценопопуляции *S. frolowii* с наибольшей экологической плотностью (ЦП1–ЦП5) характеризуются высокими показателями $I_{возобн}$ – 39–48 %. С уменьшением экологической плотности (ЦП6, ЦП7) возрастает показатель $I_{ген}$ – до 86 %. Для равновесных ценопопуляций характерны сравнительно невысокие значения $I_{стар}$. ЦП4, подверженная выпасу, не является равновесной ($I_{стар}=52$ %).

Для ценопопуляций *S. salicifolia* свойственны высокие значения $I_{ген}$ – 53–100 %. Низкие значения $I_{возобн}$ ценопопуляций (0–19 %) свидетельствуют о том, что в пределах Кузнецкого Алатау возобновление ценопопуляций вида происходит нерегулярно. Большинство ценопопуляций (ЦП2–ЦП5) характеризуется высокими значениями $I_{стар}$ – 29–48 %. Низкие значения $I_{стар}$ можно трактовать как длительное существование ценопопуляции в стабильных условиях.

Для большинства ценопопуляций *S. schanginiana* также характерны высокие значения $I_{ген}$ – 66–100 %. Исключение составляет ЦП4 в 2013 г. ($I_{ген}=47$ %), подверженная стрессовому воздействию вытаптывания. Низкие значения $I_{возобн}$ – 0–16 %) и, следовательно, нерегулярная инспермация характерны для большинства ценопопуляций (ЦП1–ЦП3, ЦП4 в 2013 г., ЦП5). ЦП6 с $I_{возобн}=30$ % возобновляется регулярно.

Для равновесных ценопопуляций *S. frolowii* характерно уменьшение абсолютной плотности с возрастанием индекса эффективности. В местообитаниях, где абсолютная и эффективная плотность популяций невелики, *S. frolowii* использует энергетические ресурсы более эффективно: это является примером того, как онтогенетическая структура ценопопуляции становится механизмом адаптации вида. У *S. salicifolia* и *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау такой механизм адаптации, видимо, отсутствует.

Согласно классификации Л.А. Животовского, популяции с индексом эффективности менее 0,70 расходуют ресурсы среды неэффективно. В ЦП2 и ЦП3

S. salicifolia невысокая эффективность связана с вытаптыванием. Независимо от абсолютной плотности в большинстве стабильных ценопопуляций *S. schanginiana* (ЦП1–ЦП3, ЦП4 в 2014 г., ЦП5) индекс эффективности высокий (0,76–0,84). ЦП4 в 2013 г. неэффективно использует ресурсы местообитания из-за значительной доли особей прегенеративного и постгенеративного периодов. В ЦП6 многочисленна фракция прегенеративных особей при стабильной онтогенетической структуре. Вероятно, высокогорное местообитание характеризуется незначительным объемом энергетических ресурсов, чем вызваны сравнительно низкие абсолютная и эффективная плотности этой ценопопуляции *S. schanginiana*.

Согласно классификации Л.А. Животовского, большинство ценопопуляций *S. frolowii* относится к переходному типу. *S. salicifolia* характеризуется равномерным распределением ценопопуляций в разные годы наблюдений между переходными, зрелыми и стареющими. Для *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау наиболее свойственны зрелые ценопопуляции (рис. 4).

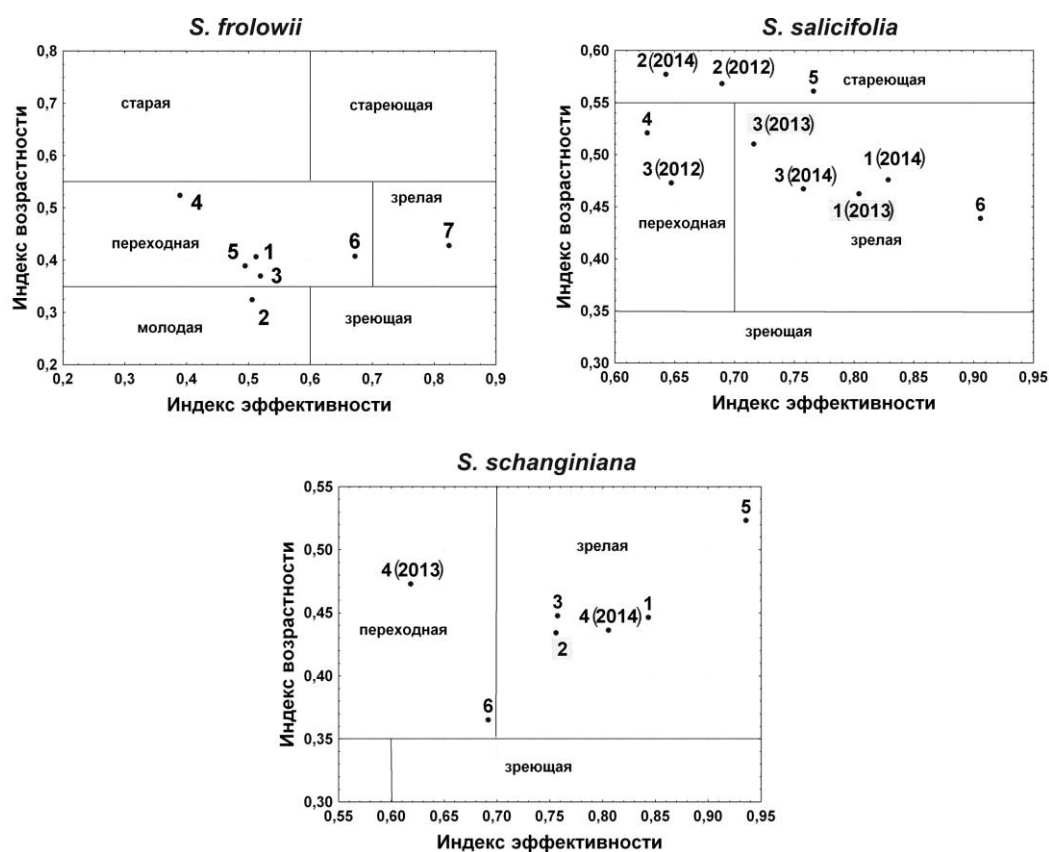


Рис. 4 – Распределение ценопопуляций *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* в пространстве осей возратности и эффективности и их типы по классификации Л.А. Животовского (2001)

Автором разработан подход к анализу демографических данных, полученных классическими методами отечественной школы, который позволяет им стать более информативными для сравнения состояния нескольких популяций редкого вида (Шурупов и др., 2015б). При этом оцениваются не доли содержания особей в различных онтогенетических состояниях, а их абсолютная плотность, которая анализируется при помощи многомерного шкалирования.

Плотность особей в разных онтогенетических состояниях используется в качестве первоначальных признаков для построения матрицы сходства-различий.

Таблица 2

Онтогенетические индексы и эффективная плотность ценопопуляций *Saussurea frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау

ЦП	$I_{\text{возобн}}$, %	$I_{\text{ген}}$, %	$I_{\text{стар}}$, %	Δ	ω	D_e
<i>S. frolowii</i>						
1	38,97	39,70	30,88	0,41	0,51	2,32
2	48,31	38,98	21,19	0,32	0,51	1,99
3	43,14	36,27	26,47	0,37	0,52	1,77
4	40,82	12,24	52,05	0,52	0,39	1,23
5	43,06	36,11	27,78	0,39	0,49	1,19
6	26,32	61,40	19,30	0,41	0,67	1,12
7	13,51	86,49	13,51	0,43	0,82	0,78
<i>S. salicifolia</i>						
1 (2013)	11,54	78,21	16,67	0,46	0,80	2,09
1 (2014)	9,30	82,56	18,60	0,48	0,83	2,46
2 (2012)	6,00	66,00	46,00	0,57	0,69	1,38
2 (2014)	14,06	53,13	48,48	0,58	0,64	1,41
3 (2012)	19,05	63,49	38,10	0,47	0,65	1,17
3 (2013)	8,74	72,82	38,83	0,51	0,72	1,45
3 (2014)	12,24	75,51	28,57	0,47	0,76	1,24
4	13,04	58,70	43,48	0,52	0,63	0,98
5	6,82	77,27	45,45	0,56	0,77	0,86
6	0	100,00	8,82	0,44	0,91	0,56
<i>S. schanginiana</i>						
1	10,00	86,67	13,33	0,45	0,84	1,49
2	13,89	80,56	27,78	0,43	0,76	0,72
3	15,79	73,68	27,78	0,45	0,76	0,52
4 (2013)	26,00	47,00	34,00	0,47	0,62	1,14
4 (2014)	13,33	80,00	16,67	0,44	0,81	0,48
5	0	100,00	20,00	0,52	0,94	0,49
6	30,36	66,07	17,86	0,37	0,69	0,32

Примечание – $I_{\text{возобн}}$ – индекс возобновления, $I_{\text{ген}}$ – индекс генеративности, $I_{\text{стар}}$ – индекс старения, Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности, D_e – эффективная плотность.

В результате процедуры многомерного шкалирования для каждой ценопопуляции рассчитываются координаты в двумерном Евклидовом пространстве (Ефимов, Ковалева, 2008). По взаимному расположению проекций ценопопуляций можно судить о существенных сходствах и различиях их онтогенетической структуры (рис. 5).

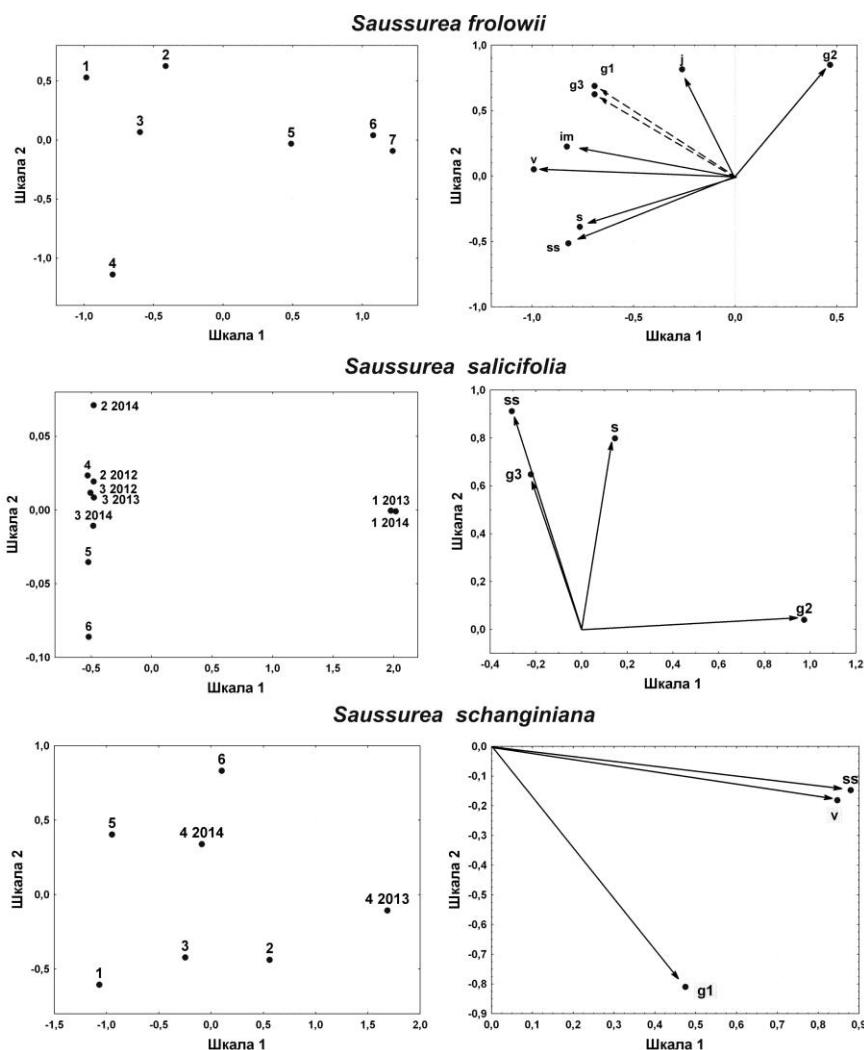


Рис. 5 – Проекция ценопопуляций *Saussurea frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* в Евклидовом пространстве и коэффициенты корреляции плотности особей в разных стадиях онтогенеза со шкалами (при $p < 0,05$)

Онтогенетические состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное.

Удобнее использовать этот подход, если пронумеровать ценопопуляции по убыванию общей абсолютной плотности: она служит дополнительным ключом для интерпретации результатов. В дисперсию проекций ценопопуляции *S. frolowii* по шкалам вносит вклад абсолютная плотность ювенильных, имматурных, виргинильных, средневозрастных генеративных, субсенильных и сенильных особей, *S. salicifolia* – средневозрастных и старых генеративных, субсенильных и сенильных, *S. schanginiana* – виргинильных, молодых генеративных и субсенильных, т.е. по этим признакам популяции изученных видов существенно отличаются друг от друга.

5.3. Виталитет. Виталитет, или жизненность, выражает морфоструктурное состояние растений и свидетельствует об успешности взаимодействия особей с окружающей средой. Анализ виталитетной структуры ценопопуляций (Злобин, 1989а) и оценка виталитета при помощи индекса IVC (Ишбирдин, Ишмуратова,

2004) являются сравнительными методами, и результаты, полученные с их помощью, принципиально совпадают (Злобин и др., 2013). Для оценки виталитета ценопопуляций *S. baicalensis*, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* были использованы генеративные особи. Для увеличения достоверности при анализе виталитетной структуры ценопопуляций *S. baicalensis*, характеризующихся незначительной долей генеративных особей, в анализ также были включены виргинильные особи. Факторный анализ выявил, что виталитет-комплекс генеративных особей *S. baicalensis* детерминируют ширина наибольшего листа, высота генеративного побега, соотношение длины и ширины наибольшего листа; *S. frolowii* – общее число надземных побегов, соотношение длины и ширины наибольшего листа и длина наибольшего листа; *S. salicifolia* и *S. schanginiana* – ширина наибольшего листа, общее число надземных побегов и соотношение длины и ширины наибольшего листа.

ЦП1 *S. baicalensis*, расположенная на границе лесного пояса в лиственнично-березовом редколесье, характеризуется преобладанием особей с высоким виталитетом в виргинильном (57,6 %) и генеративном (47,1 %) онтогенетических состояниях. В ЦП2, которая произрастает в гольцовой зоне в дриадовой тундре, большинство виргинильных (72,2 %) и генеративных (70,2 %) особей отличаются низким виталитетом. Поэтому по показателям жизненности ЦП1 можно отнести к процветающим ($I_Q=2,23$), ЦП2 – к депрессивным ($I_Q=0,20$). Анализ виталитета 4 ценопопуляций *S. frolowii* выявил процветающее состояние ЦП2 (субальпийское редколесье, верховья руч. Ассуг) и депрессивное ЦП3 (субальпийское редколесье, г. Подоблачный). Виталитет ценопопуляций *S. frolowii* не зависит от особенностей пространственного размещения особей и их распределения по онтогенетическим группам. Сравнительная оценка жизненности 6 ценопопуляций *S. salicifolia* выявила процветающее состояние ЦП1, произрастающей на южном склоне на правом берегу р. Белый Июс в окр. с. Ефремкино в горной степи с доминированием *Potentilla acaulis* L. ЦП2, ЦП3, ЦП5, ЦП6, произрастающие там же, но в других ценозах являются в разной степени депрессивными. Виталитет ценопопуляций *S. schanginiana* значительно варьирует. Наиболее процветающей является ЦП3, расположенная на высоте 820 м над у. м. на вершине в правом берегу р. Белый Июс.

ГЛАВА 6. Репродуктивные особенности редких видов *Saussurea*

6.1. Морфометрические показатели семян. Для всех изученных видов *Saussurea* характерен односеменной плод, в котором семя тесно срастается со стенками плода, – семянка, снабженная летучкой с двойным хохолком. Основным способом дисперсии зачатков является анемохория. Самые крупные из всех исследуемых видов семянки характерны для *S. frolowii* (16 мг), самые мелкие – для *S. salicifolia* (2 мг), средние – для *S. baicalensis* и *S. schanginiana* (7 мг).

6.2. Семенная продуктивность. Урожайность семянок *S. baicalensis*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* определяется реальной семенной продуктивностью (РСП) корзинки, числом корзинок на побеге и числом генеративных побегов на единицу площади, *S. frolowii* – РСП корзинки и числом генеративных побегов на единицу площади. У *S. baicalensis* низкая урожайность семянок (4

шт./м²) отмечена в высокогорной тундре, высокая (47 шт./м²) – в редколесье. У *S. frolowii* урожайность семян варьирует в разных ценопопуляциях и в зависимости от года (13–69 шт./м²) и сильно ограничивается воздействием насекомых-фитофагов. У *S. salicifolia* репродуктивный выход семян также варьирует (15–87 шт./м²), при этом доля цветущих генеративных особей наиболее высокая (52–67 %) в ценопопуляциях, подверженных вытаптыванию, и наиболее низкая (16 %) в процветающей по демографическим показателям ЦП1. Среди изученных видов урожайность семян *S. schanginiana* самая низкая (4–27 шт./м²), при этом у генеративных особей этого вида в подтаежном поясе Кузнецкого Алатау наблюдаются продолжительные перерывы в цветении (до 3 лет).

6.3. Всхожесть. Семена *S. baicalensis*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* характеризуются отсутствием покоя. Всхожесть семян *S. baicalensis* составляет 66–86 %. Холодная стратификация в течение 1 мес. на 3 дня ускоряет начало прорастания семян и уменьшает его энергию. Воздействие света нивелирует различия в динамике прорастания между свежесобранными и стратифицированными семенами. Всхожесть семян *S. salicifolia* из 5 ценопопуляций составляет 18–65 %, самая низкая всхожесть отмечена у семян из ЦП5, характеризующейся низким уровнем виталитета. Динамика прорастания семян из разных ценопопуляций значительно варьирует, холодная стратификация сокращает период прорастания до 4–10 дней и в большинстве случаев увеличивает энергию прорастания. Воздействие света на стратифицированные семена замедляет начало прорастания. Всхожесть семян *S. schanginiana* составляет 76–88 %. Особенностью вида является раннее начало (3-й день) и непродолжительный период (7 дней) прорастания свежесобранных семян. Стратифицированные семена прорастают на 1 день раньше свежесобранных.

ГЛАВА 7. Уязвимость редких видов *Saussurea*

Редкие виды чаще всего характеризуются низким обилием в фитоценозах (Gaston, 1994) и реализуют эколого-фитоценотическую стратегию пациентов (Раменский, 1938; Grime, 1977). По результатам сравнительного анализа экологических и морфологических характеристик (Наумов, Миркина, 1998), *S. baicalensis*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* являются пациентами, *S. frolowii* реализует стратегию виолента. Ценопопуляции *S. baicalensis*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana*, произрастающие на Кузнецком Алатау, находятся на границе экоареалов и чувствительны к изменениям климатических условий. Тактика поддержания численности популяций (Körner, 2003) *S. baicalensis* состоит во вкладе ресурсов в семенное размножение, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* – в удерживании особями за собой занятого пространства в течение длительного времени, при этом их биоофра обуславливает отсутствие способности к быстрому восстановлению численности популяций после негативных воздействий биотических и антропогенных факторов. Семенная продуктивность *S. frolowii* существенно снижена из-за воздействия насекомых-фитофагов, низкая урожайность семян в ценопопуляциях *S. baicalensis* и *S. schanginiana* связана с их низкой плотностью и флуктуацией численности цветущих особей. Ценопопуляции *S. salicifolia* в большинстве случаев характе-

ризуются низкой урожайностью семян и низкой всхожестью семян. Поэтому на Кузнецком Алатау *S. baicalensis*, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* относятся к уязвимым видам.

ВЫВОДЫ

1. На Кузнецком Алатау произрастает 10 видов и 1 подвид *Saussurea*, 8 из которых являются редкими: *S. frolowii* отмечена в 22, *S. foliosa* – в 8, *S. baicalensis* и *S. schanginiana* – в 5, *S. salicifolia* и *S. alpina* – в 4, *S. parviflora* subsp. *purpurata* и *S. stubendorffii* – в 2 местонахождениях.

2. Флористический состав ценокомплекса *Saussurea baicalensis* представлен 139 видами (39 сопряженных), *S. frolowii* – 496 (41 сопряженный), *S. salicifolia* – более 1000 видов (57 сопряженных), *S. schanginiana* – 597 видов (29 сопряженных). Среди сопряженных с *S. baicalensis*, *S. frolowii* и *S. schanginiana* видов значительно представлены собственно высокогорные, с *S. salicifolia* – горно-степные. Среди сопряженных с *S. baicalensis*, *S. frolowii* и *S. salicifolia* преобладают южносибирские и монгольские виды, с *S. schanginiana* – североазиатские. Из всех изученных видов только *S. frolowii* имеет высокую фитоценотическую активность и может выступать доминантом или эдификатором субальпийских травяных сообществ.

3. *Saussurea baicalensis*, *S. frolowii* и *S. schanginiana* характеризуются очень узкими экологическими ареалами, *S. salicifolia* – узким экологическим ареалом. При этом по классификации типов редкости на Кузнецком Алатау *S. baicalensis* и *S. schanginiana* являются локально находящимися под угрозой исчезновения видами, *S. frolowii* и *S. salicifolia* – видами-индикаторами.

4. *Saussurea baicalensis* является летнезеленым травянистым моноцентрическим полурозеточным стержнекорневым каудексным многолетним монокарпиком. *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* относятся к летнезеленым травянистым неявнополицентрическим полурозеточным стержнекорневым каудексным многолетним поликарпикам. В онтогенезе *S. baicalensis* выделено 5 онтогенетических состояний, у остальных видов – 9.

5. Ценопопуляции *Saussurea baicalensis* и *S. schanginiana* характеризуются низкой абсолютной плотностью, в ценопопуляциях *S. frolowii* и *S. salicifolia* плотность варьирует. Размещение особей в ценопопуляциях *S. baicalensis* контактиозное, у *S. frolowii* и *S. salicifolia* – случайное, у *S. schanginiana* – случайное и контактиозное.

6. Ценопопуляциям *S. baicalensis* свойственно накопление имматурных и виргинильных особей, *S. frolowii* – виргинильных и средневозрастных генеративных, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* – средневозрастных генеративных, при этом *S. frolowii* и *S. schanginiana* являются уязвимыми по отношению к выпасу и вытаптыванию, *S. salicifolia* – относительно устойчивый вид по отношению к вытаптыванию. Уровень виталитета ценопопуляций *S. baicalensis* и *S. frolowii* связан с их эколого-фитоценотической приуроченностью, *S. salicifolia* – с воздействием стрессовых факторов, *S. schanginiana* – с особенностями экотопа и внутривидовой фенотипической изменчивостью.

7. Самоподдержание ценопопуляций изученных видов осуществляется исключительно семенным путем. Урожайность семян варьирует в разных ценопопуляциях и в зависимости от года и составляет у *Saussurea baicalensis* – 4–47, у *S. frolowii* – 13–69, у *S. salicifolia* – 14–87, у *S. schanginiana* – 13–27 шт./м². Семенная продуктивность *S. frolowii* значительно ограничивается воздействием насекомых-фитофагов.

8. Семенам *Saussurea baicalensis*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* свойственно отсутствие органического покоя, при этом лабораторная всхожесть семян *S. baicalensis* и *S. schanginiana* – высокая и составляет 66–88 %. У *S. salicifolia* лабораторная всхожесть семян варьирует в разных ценопопуляциях от низкой до высокой (18–65 %). У *S. baicalensis* и *S. salicifolia* выработаны адаптационные механизмы регуляции динамики прорастания семян сочетанием воздействия холодной температуры и света, у *S. schanginiana* такой механизм проявляется незначительно.

9. *Saussurea baicalensis*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* свойственна эколого-фитоцентрическая стратегия пациента, *S. frolowii* – виолента. При этом *S. baicalensis* характеризуется тактикой поддержания численности путем вклада ресурсов в семенное размножение, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* – путем удержания за собой занятого пространства в течение длительного промежутка времени.

10. Ценопопуляции *Saussurea baicalensis*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау являются чувствительными к изменениям климатических факторов. Популяции *S. baicalensis*, *S. frolowii* и *S. schanginiana* чувствительны к любым негативным воздействиям биотических (насекомые-фитофаги) и антропогенных факторов (выпас, вытаптывание), *S. salicifolia* – к антропогенному воздействию, приводящему к гибели особей (заготовка, сильное вытаптывание). Поэтому на Кузнецком Алатау *S. baicalensis*, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* относятся к уязвимым видам.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах, включенных в Перечень российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук:

1. Некратова Н. А. Биологические особенности *Saussurea orgaadayi* V. Khan. et Krasnob. на хребте Чихачёва / Н. А. Некратова, Р. А. Карначук, Н. В. Федоткина, А. В. Лихачева, **М. Н. Шурупова** // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98, № 12. – С. 1541–1548. – 1,28 / 0,26 п.л.

2. Шурупова М. Н. Онтогенез и структура ценопопуляций *Saussurea salicifolia* (Asteraceae) в Кузнецком Алатау / **М. Н. Шурупова**, И. И. Гуреева, Н. А. Некратова // Растительные ресурсы. – 2014. – Т. 50, № 2. – С. 205–215. – 1,6 / 0,7 п.л.

3. Шурупова М. Н. Особенности размножения редких видов *Saussurea* (Asteraceae) на Кузнецком Алатау / **М. Н. Шурупова**, И. И. Гуреева, Н. А. Некратова // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2015. – № 1 (29). – С. 86–102. – 2,56 / 1,0 п.л.

Публикации в других научных изданиях:

4. Некратова Н. А. Флора Кузнецкого Алатау / Н. А. Некратова, **М. Н. Некратова (Шурупова)** // Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве, растениеводстве и экономике: сборн. труд. рег. научно-практ. конф., посвящ. 10-летию Томского сельскохозяйственного ин-та НГАУ. – Томск, 2003. – С. 196–201. – 0,8 / 0,3 п.л.

5. Некратова Н. А. Перспективы использования в медицине рода *Saussurea* DC. (Алтае-Саянская горная область) / Н. А. Некратова, А. Л. Опенышева, И. В. Николаева, **М. Н. Некратова (Шурупова)** // Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве, растениеводстве и экономике: сборн. труд. рег. научно-практ. конф., посвящ. 10-летию Томского сельскохозяйственного ин-та НГАУ. – Томск, 2003. – С. 201–205. – 0,8 / 0,2 п.л.

6. Некратова Н. А. Изучение флоры Кузнецкого Алатау / Н. А. Некратова, **М. Н. Некратова (Шурупова)** // Ботанические исследования в Азиатской России: материалы XI съезда Рус. бот. общ-ва. – Барнаул, 2003. – Т. 1. – С. 32–33. – 0,32 / 0,16 п.л.

7. Некратова Н. А. Перспективные лекарственные растения из рода *Saussurea* DC. во флоре Кузнецкого Алатау / Н. А. Некратова, **М. Н. Некратова (Шурупова)**, И. В. Николаева // Генетические ресурсы лекарственных и ароматических растений: сборн. науч. трудов межд. конф. – Т. 2. – С. 5. – 0,16 / 0,04 п.л.

8. Шурупова, М. Н. К ботанико-географическому изучению редких видов рода *Saussurea* DC. на Кузнецком Алатау / **М. Н. Шурупова**, И. И. Гуреева // Биогеоценология и ландшафтная экология: материалы IV Межд. конф., посвящ. пам. Ю.А. Львова. – Томск, 2012. – С. 309–312. – 0,64 / 0,32 п.л.

9. Шурупова М. Н. Эколого-биологический анализ *Saussurea salicifolia* (L.) DC. На Кузнецком Алатау / **М. Н. Шурупова**, И. И. Гуреева, Н. А. Некратова // Лекарственные растения: фундаментальные и прикладные проблемы: материалы I Межд. науч. конф. – Новосибирск, 2013. – С. 112–115. – 0,64 / 0,25 п.л.

10. Шурупова М. Н. Эколого-биологические особенности *Saussurea frolovii* Ledeb. на Кузнецком Алатау / **М. Н. Шурупова** // Биоразнообразии Алтае-Саянского экорегиона: изучение и сохранение в системе ООПТ: материалы межрег. науч.-практ. конф. – Кызыл, 2013. – С. 107–111. – 0,64 п.л.

11. Шурупова, М. Н. К изучению семенной продуктивности редких видов рода *Saussurea* DC. / **М. Н. Шурупова**, М. Н. Некратова // Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы: труды Межд. науч.-практ. конф., посвящ. 125-летию каф. ботаники. – Томск, 2013. – С. 283–284. – 0,32 / 0,16 п.л.

12. Шурупова М. Н. Репродуктивные особенности редких видов *Saussurea* на Кузнецком Алатау / **М. Н. Шурупова** [Электронный ресурс] // Ломоносов – 2014: XXI Межд. конф. студ., аспирант. и мол. уч.; секция «Биология». – М., 2014. – С. 79–80. – http://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2014/2473/2473.pdf (дата обращения 07.10.2015 г.) – 0,32 п.л.

13. Шурупова М. Н. Биоморфология и онтогенез *Saussurea baicalensis* на Кузнецком Алатау / **М. Н. Шурупова**, И. И. Гуреева, Н. А. Некратова // *Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества)*. – Киров, 2014. – С. 153–155. – 0,48 / 0,16 п.л.

14. Шурупова, М. Н. Онтогенез и структура ценопопуляций *Saussurea schanginiana* (ASTERACEAE) в окрестностях с. Ефремкино (Республика Хакасия) / **М. Н. Шурупова**, И. И. Гуреева // *Труды IX Междунар. конф. по экологической морфологии раст., посв. пам. И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100 летию со дня рождения И.Г. Серебрякова)*. – Москва, 2014. – Т. 2. – С. 476–479. – 0,64 / 0,35 п.л.

15. Шурупова М. Н. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Saussurea salicifolia* на Кузнецком Алатау / **М. Н. Шурупова**, И. И. Гуреева, Н. А. Некратова // *Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы III(V) Всерос. мол. конф. с участием иностр. уч.* – Новосибирск, 2014. – С. 116–117. – 0,32 / 0,15 п.л.

16. Шурупова, М. Н. Чувствительность экспресс-оценки состояния популяций *Saussurea salicifolia* / **М. Н. Шурупова**, А. С. Прокопьев // *Перспективы развития фундаментальных наук: сборн. науч. труд. XII Междунар. конф. студ. и мол. уч.* – Томск, 2015. – С. 733–735. – 0,48 / 0,35 п.л.

17. Шурупова М. Н. Популяционная биология редких видов *Saussurea* на Кузнецком Алатау / **М. Н. Шурупова**, И. И. Гуреева, Н. А. Некратова // *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборн. науч. стат. по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф.* – Барнаул, 2015. – С. 512–517. – 0,96 / 0,4 п.л.

18. Shurupova M. N. Seed production and germination of three rare *Saussurea* species in the Kuznetsk Alatau / **M. N. Shurupova**, I. I. Gureyeva, N. A. Nekratova // *Advances in Environmental Biology*. – 2014. – Vol. 8, № 21. – P. 396–402. – 1,12 / 0,5 п.л.

Подписано в печать 16.10.2015
Формат 60x84 ¹/₁₆
Бумага для множительных аппаратов.
Печать плоская. Печ л. 1,0, усл.-печ. л. 1.4 , уч.-изд.л. 1.4
Тираж 100 экз. Заказ № 311